

南海北部生态系统食物网结构、能量流动及系统特征

陈作志*, 邱永松

(中国水产科学研究院南海水产研究所, 广东 广州 510300)

摘要: 根据 2007—2008 年在南海北部 (107°00′—120°00′ E, 17°00′—23°30′ N) 进行的海洋生态综合调查数据, 应用 Ecopath with Ecosim 软件构建了南海北部生态系统的生态通道模型, 并通过模型分析了南海北部海洋生态系统的食物网结构、能量流动和系统的总体特征, 并简要总结过度捕捞生态系统的基本特征。结果表明, 南海北部海洋生态系统以捕食食物链为主要能流通道, 初级生产者是系统能量的主要来源。各功能群的营养级范围为 1—3.99, 哺乳动物占据了最高的营养层, 平均渔获物营养级为 2.93。利用生态网络分析, 系统的能量流动主要有 6 级, 来自初级生产者的能流效率为 12.6%, 来自碎屑的转换效率为 10.4%, 平均能量转换效率为 11.5%。系统连接指数 (Connectance Index, *CI*) 和系统杂食指数 (System Omnivory Index, *SOI*) 分别为 0.290 和 0.239; Finn's 循环指数 (Finn's cycling index, *FCI*) 和系统平均路径长度 (Finn's mean path length, *MPL*) 分别为 4.380 和 2.476; 总初级生产力/总呼吸为 2.596, 综合研究表明当前南海北部海洋生态系统处于不成熟阶段。

关键词: 生态通道模型; 南海北部; 食物网结构; 能量流动; 系统特征

Assessment of the food-web structure, energy flows, and system attribute of northern South China Sea ecosystem

CHEN Zuozhi*, QIU Yongsong

South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China

Abstract: In this paper we developed a mass-balance model (Ecopath) using Ecopath with Ecosim software for the northern South China Sea (NSCS, 107°00′—120°00′ E, 17°00′—23°30′ N). Input data were mainly from the information collected in marine ecology surveys during 2007—2008. Using the Ecopath model, we evaluated the trophic structure, energy flow and system attribute, and briefly summarizes the characteristic of the over-fishing ecosystem also. The balanced model suggests that the system was dominated by the grazing food chain; with primary producers serving as a principal source of energy in the system. Fractional trophic levels ranged from 1.0 to 3.99, with marine mammals occupying the highest trophic level. The mean trophic level of fishery catch in the NSCS ecosystem for the 2007—2008 was 2.93. Using network analysis, the system network was mapped into a linear food chain and six discrete trophic levels were found with a mean transfer efficiency of 11.5%, 10.4% from detritus and 12.6% from primary producer within the ecosystem. In this study the Connectance index (*CI*) and system omnivory index (*SOI*) were 0.290 and 0.239, respectively. A Finn cycling index (*FCI*) of 4.380 and mean path length (*MPL*) of 2.476 were obtained also. Furthermore, the ratio of total primary production/total respiration (*TPP/TR*) was 2.596 in the system. We can conclude that, therefore, the system is still immature and instable through analysis and discussion. This paper also briefly summarizes the characteristic of the over-fishing ecosystem.

Key Words: Ecopath mass-balance model; northern South China Sea; food-web structure; energy flows; system attributes

基金项目: 广东省自然科学基金博士科研启动基金资助项目 (9451030002002475); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资助项目 (2009TS13; 2010ZD01)

收稿日期: 2009-08-19; 修订日期: 2009-12-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zzchen2000@163.com

南海是我国 4 大海区中面积最大的海区,海域面积约为 $350 \times 10^4 \text{ km}^2$,渔业生态环境类型丰富,自然条件十分优越,沿岸有许多大小河流入海,水质肥沃,饵料生物丰富,孕育了丰富的渔业资源,形成了优良的捕捞渔场,我国目前在南海年捕捞产量达到 300 万 t 以上,其中 95% 以上的产量来自南海北部^[1],在我国海洋渔业中占有重要地位。

南海北部(northern South China Sea, NSCS)是典型过渔生态系统。早在 20 世纪 70 年代初期,南海北部沿海的主要经济鱼类就已出现捕捞过度的情况^[2],80 年代以后近海的渔业资源也得到充分的利用,随着捕捞强度的不断增加,目前南海北部(主要为陆架区和北部湾)主要经济种类的渔业资源均已充分利用或过度捕捞,单位产量和渔获质量不断下降,多数经济种群主要由 1 龄以内的幼鱼所组成,群落中个体大、生命周期长、营养层次高的种类普遍为个体小、寿命短、营养层次低、经济价值较次的种类所取代^[3-6],海洋生态系统明显受到人类活动(主要是过度捕捞)的影响。

当前,世界范围的海洋渔业管理也正经历着从单鱼种或多鱼种向生态系统水平的转变,而了解特定生态系统的结构和能量流动是实现生态系统水平管理的基础^[7]。本文根据 2007—2008 年间在南海北部进行的规模度的海洋生物和生态环境调查数据,利用最新的 Ecopath with Ecosim 6.0(EwE 6.0)软件构建了南海北部海洋生态系统的生态通道模型(Ecopath),分析了南海北部海洋生态系统的食物网结构、能量流动,并评价了系统的总体特征,旨在为实现基于生态系统的渔业管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

本研究的数据来源于 2007—2008 年间南海水产研究所在南海北部水域范围内的调查。调查站位按棋盘式布设,即按经纬度成方格网状设观测站(图 1),以了解大尺度海洋各生物环境要素的分布规律。调查内容包括渔业资源、浮游植物、浮游动物、底栖生物以及其它环境要素等。采样及调查分析方法按《海洋监测规范》(GB17378—1998)^[8]和《海洋调查规范》(GB—12763.91)^[9]执行,调查时间为 2007 年 4 月、7 月、10 月和 2008 年 1 月份。

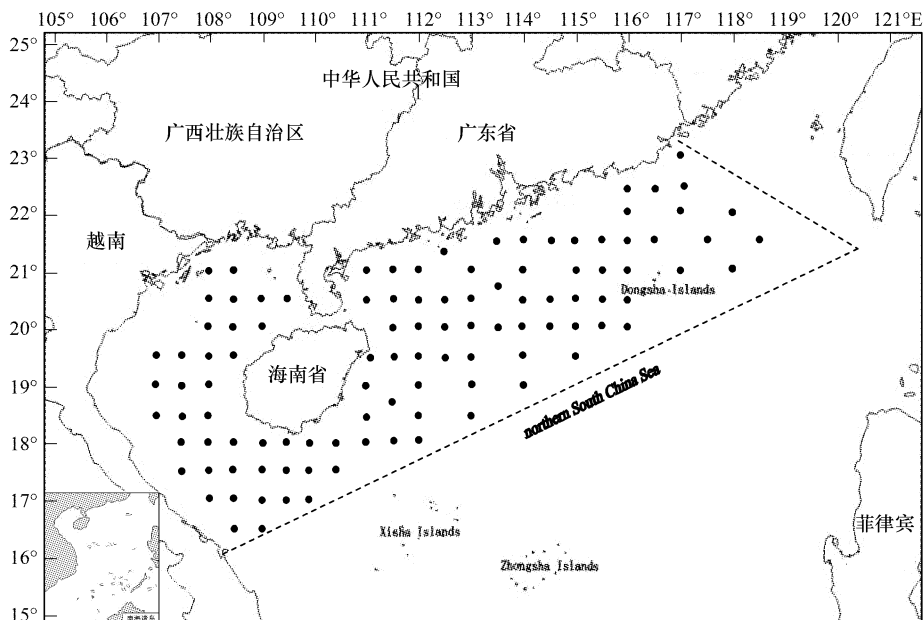


图 1 南海北部生态系统研究区域及采样示意图

Fig. 1 Map showing the northern South China Sea ecosystem area and sampling sites

1.2 研究方法

EwE 模型定义生态系统由一系列生态关联的功能群构成,这些功能群可以包括有机碎屑、浮游生物、一

组规格、年龄组或生态特性相同的鱼类、海鸟及海洋哺乳动物等,所有功能群必须涵盖该生态系统中能量流动的基本过程^[10-11]。根据热力学原理,模型定义系统中每一个功能群的能量输出和输入保持平衡:生产量 - 捕食死亡 - 其它自然死亡 - 产出量 = 0。Ecopath 模型包括两个核心方程:一个描述物质平衡,一个考虑能量平衡。分别表示为:

$$P_i = Y_i + B_i \times M_{2i} + E_i + BA_i + M_{0i} \quad (1)$$

$$Q_i = P_i + R_i + U_i \quad (2)$$

式中, P_i 代表总生产量, Y_i 是捕捞量, B_i 是生物量, M_{2i} 为捕食死亡率, E 是净迁移(迁出-迁入), BA_i 是生物量积累, M_{0i} 是其它死亡, R_i 是呼吸量, U_i 是未消化的食物量, Q_i 是消耗量。 $M_{0i} = P_i \times (1 - EE_i)$,代表其它死亡率。

假设各生物的食性组成在研究期间保持不变,方程(1)可进一步表示为:

$$B_i \times (P/B_i) \times EE_i - \sum_{j=1}^n B_j \times (Q/B)_j \times DC_{ji} - Y_i - E_i - BA_i = 0 \quad (3)$$

式中, EE_i 是功能群 i 的生态营养效率,指生产量在系统中利用的比例; DC_{ji} 是被捕食者 j 占捕食者 i 的食物组成的比例。

1.2.1 功能群划分

根据规格、生物学特性(生长和死亡率)及食性特点,南海北部海洋生态系统的营养通道模型由 29 个功能群构成,基本覆盖了南海北部海洋生态系统能量流动的全过程。29 个功能群分别为碎屑、底层生产者、浮游植物、浮游动物、水母、小型底栖动物、大型底栖动物、底栖甲壳类、虾类、蟹类、头足类、其它无脊椎动物、鲭科、二长棘犁齿鲷、大眼鲷科、金线鱼科、石首鱼科、篮子鱼属、蛇鲻属、笛鲷科、带鱼科、小型中上层鱼类、大型中上层鱼类、小型底层鱼类、大型底层鱼类、缸和鳐、真鲨类、海鸟和哺乳动物等。本研究所选择的功能群的生物量占南海北部渔获量的 90% 以上的种类,各功能群包括的主要种类见表 1。

1.2.2 功能群生物学参数来源

在 Ecopath 模型中,能量在系统中的流动可以用能量形式(例如碳 $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2}$ 或生物湿重 $\text{t} \cdot \text{km}^{-2}$)来表示,时间一般限定为 1a。渔业资源的生物量通过扫海面积法估算,小型无脊椎动物的生物量很难估算,本文通过 EwE 模型软件计算得到,而大型无脊椎动物和鱼类的生物量(Biomass, B)主要来自调查数据。在生态系统平衡的情况下,鱼类的生产量/生物量(Production/Biomass, P/B)等于瞬时总死亡率(Z),一般可利用 Gulland 的总渔获量曲线法^[12]来估算 Z ,其中的自然死亡系数 M 则采用 Pauly 的经验公式^[13]估算。鱼类的消耗量/生物量(Consumption/Biomass, Q/B)等根据 Palomares 和 Pauly^[14]提出的使用尾鳍外形比的多元回归模型来计算。对于包含不同种类的其它功能群,由于很难确定其 P/B 比值和 Q/B 值,本文参考纬度和生态系统特征与南海北部大体相同的南中国海模型^[15]中的类似功能群,并结合渔业数据库网站^[16]来确定模型中的 P/B 和 Q/B 参数。南海北部海洋生态系统的有机碎屑的数量用有机碎屑与初级生产碳的有关经验公式估算^[17],该比例关系在南中国海和越南沿岸水域中普遍采用。生态营养转化效率(Ecotrophic efficiency, EE)是生产量对生态系统能量贡献的比例,取值范围在 0—1 之间,由于 EE 很难直接测量和得到,通常可以设它为未知参数,通过 Ecopath 模型调整系统平衡获得。功能群的食物组成矩阵(Diet composition, DC)来自于采样鱼类的胃含物分析。

1.2.3 Ecopath 模型的调试

Ecopath 模型的调试过程是使生态系统的输入和输出保持平衡,即反复调整 P/B 、 Q/B 、 EE 和食物组成等参数,使模型中每一功能群的输入和输出全部相等。首先在数据提交和处理过程中,可以运用模型自带的 Ecowrite 记录数据的来源及引用情况,并用 Pedigree 来评价数据和模型的整体质量。对于某些无法确定的参数,可以先给出其合理的范围和分布函数,再用 Ecoranger 进行参数估计,使输入的参数在设定的标准下得到最优化组合。生态营养转换效率(EE)是模型调试的关键参数。在 Ecopath 模型的输入参数中,通常设大部

表 1 南海北部生态系统 Ecopath 模型的功能群及主要种类

Table 1 Functional groups and main species checklist in the NSCS ecosystem Ecopath model

序号 No.	功能群 Functional groups	功能群描述 Groups Description
1	底栖生产者	海洋藻类和海草
2	浮游植物	硅藻属和腰鞭毛虫
3	珊瑚	所有造礁石珊瑚
4	浮游动物	桡足类, 介形类甲壳动物, 双壳类幼体, 蔓足纲幼体, 枝角类, 毛颚类, 棘皮类幼体
5	水母	水螅纲和钵水母纲
6	小型底栖动物	体长 < 1mm, 包括多毛类, 棘皮动物, 十足类, 星虫动物, 等
7	大型底栖动物	体长 > 1mm, 包括棘皮动物, 甲壳类贻贝, 牡蛎, 等
8	虾类	仿对虾属, 鹰爪虾属, 赤虾属及新对虾属, 等
9	蟹类	梭子蟹科, 关公蟹科, 武士蟹 <i>Charybdis miles</i> , 日本蟹 <i>Charybdis japonica</i> , 馒头蟹科
10	头足类	中国枪乌贼 <i>Loligo chinensis</i> , 剑尖枪乌贼 <i>Loligo edulis</i> , 金乌贼 <i>Sepia esculenta</i> , 短蛸 <i>Octopus ocellatus</i> , 长蛸 <i>Octopus variabilis</i> , 等
11	其它无脊椎动物	鸟蛤科, 扇贝科, 海胆类, 海星类, 海参类
12	鲆科	蓝圆鲆 <i>Decapterus maruadsi</i> , 颌圆鲆 <i>Decapterus lajang</i> , 竹荚鱼 <i>Trachurus japonicus</i> , 马拉巴裸胸鲆 <i>Caranx malabaricus</i> , 丽叶鲆 <i>Caranx kalla</i> , 金带细鲆 <i>Selaroides leptolepis</i> , 等
13	二长棘犁齿鲷	二长棘犁齿鲷 <i>Evynnis cardinalis</i>
14	大眼鲷科	长尾大眼鲷 <i>Priacanthus tayenus</i> , 短尾大眼鲷 <i>Priacanthus macracanthus</i>
15	金线鱼科	金线鱼 <i>Nemipterus virgatus</i> , 深水金线鱼 <i>Nemipterus bathybius</i> , 日本金线鱼 <i>Nemipterus japonicu</i> , 横斑金线鱼 <i>Nemipterus oeni</i> , 等
16	石首鱼科	白姑鱼 <i>Argyrosomus argentatus</i> , 大头白姑鱼 <i>Argyrosomus macrocephalus</i> , 截尾白姑鱼 <i>Argyrosomus aneus</i> , 叫姑鱼 <i>Johnius belengerii</i> , 等
17	篮子鱼属	黄斑篮子鱼 <i>Siganus oramin</i> , 褐斑篮子鱼 <i>Siganus fuscescens</i> , 等
18	狗母鱼科	花斑蛇鲻 <i>Saurida undosquamis</i> , 多齿蛇鲻 <i>Saurida tumbil</i> , 长蛇鲻 <i>Saurida elongata</i> , 肩斑狗母鱼 <i>Synodus hoshinonis</i> , 叉斑狗母鱼 <i>Synodus variegatus</i> , 等
19	带鱼科	窄额带鱼 <i>Tentoriceps cristatus</i> , 小带鱼 <i>Trichiurus muticus</i> , 带鱼 <i>Trichiurus haumela</i> , 短带鱼 <i>Trichiurus brevis</i> , 南海带鱼 <i>Trichiurus nanhaiensis</i> , 等
20	笛鲷科	约氏笛鲷 <i>Lutjanus johni</i> , 千年笛鲷 <i>Lutjanus sebae</i> , 勒氏笛鲷 <i>Lutjanus russelli</i> , 四带笛鲷 <i>Lutjanus kasmira</i> , 红笛鲷 <i>Lutjanus sanguineus</i> , 等
21	小型中上层鱼类	$L_{\infty} < 30\text{cm}$, 银汉鱼科, 犀鲳科, 长鲳科, 鲱科, 鲹科, 鲷科鱼类, 鲷科, 等
22	大型中上层鱼类	$L_{\infty} > 30\text{cm}$, 鲭科, 鲅科, 旗鱼科, 鲟科, 唇指鲈科, 等
23	小型底层鱼类	$L_{\infty} < 30\text{cm}$, 鲷科, 双边鱼科, 天竺鲷科, 发光鲷科, 鰕鲷鱼科, 银鲈科, 羊鱼科, 鲷科, 等
24	大型底层鱼类	$L_{\infty} > 30\text{cm}$, 鸡笼鲷科, 仿鲈科, 裸颊鲷科, 鲷科, 草鲷科, 海鲷科, 棘鲷科, 鲟科, 鲂鲷科, 鲷科, 鰕科, 鰕科, 裸颊鲷科, 盖刺鱼科, 等
25	缸和鳐	犁头鳐科, 鳐科, 缸科, 燕缸科, 六鳃缸科, 等
26	鲨鱼	须鲨科 <i>Orictolobidae</i> , 真鲨科 <i>Carcharhinidae</i> , 扁鲨科 <i>Squatinae</i> , 等
27	海鸟	鹭科, 潜鸟科, 鸥科, 海燕科, 鹈科, 等
28	海洋哺乳动物	海豚科, 江豚, 儒艮, 等
29	碎屑	颗粒有机碳和溶解有机碳

分功能群的 EE 为未知数,在模型调试过程中将所有 EE 值调整到小于 1,使能量在整个系统中的流动保持平衡,从而获得生态系统其他生态学参数的合理值。最后,模型的输出结果可以和同一区域不同时间的 Ecopath 模型结果或别的评估方法比较,也可以与其他类似区域的 Ecopath 模型结果比较,得出更加合理的输出数据。本文所构建的南海北部的 Ecopath 模型的调试过程主要参考了香港沿岸水域^[18]和南中国海^[15]的模型输出数据,调试平衡后的南海北部的 Ecopath 模型功能群参数的输入结果见表 2。

2 结果与分析

2.1 南海北部生态系统的能流分布

营养级聚合是指将来自不同功能组的营养流合并为数个营养级(以整数表示),以简化复杂的食物网关

表 2 南海北部生态系统 Ecopath 模型功能群估算参数,斜体为模型计算的参数
Table 2 Input and output (in italic) parameters of the Ecopath model of the NSCS ecosystem

功能群 Functional groups	生物量 Biomass / (t·km ⁻²)	生产量/生物量 Production/Biomass /a ⁻¹	消耗量/生物量 Consumption/ Biomass /a ⁻¹	生态营养效率 <i>EE</i>	营养级 Trophic level
底栖生产者 Benthic producers	153.00	11.86	—	0.25	1.00
浮游植物 Phytoplankton	15.00	230	—	0.52	1.00
珊瑚 Coral	2.40	1.09	9.00	0.26	2.60
浮游动物 Zooplankton	13.50	36.00	186.00	0.28	2.00
水母 Jellyfish	1.68	5.011	25.05	0.75	3.00
小型底栖动物 Micro-zoobenthos	13.76	6.57	36.90	0.73	2.06
大型底栖动物 Macro-zoobenthos	5.60	3.00	18.50	0.58	2.47
虾类 Shrimp	0.69	4.80	41.537	0.90	2.89
蟹类 Crab	0.81	5.65	26.90	0.83	2.73
头足类 Cephalopod	1.24	3.50	12.60	0.88	2.61
其它无脊椎动物 Other invertebrates	0.57	7.60	41.54	0.89	2.92
鲹科 Carangidae	0.56	2.15	16.70	0.89	2.99
二长棘犁齿鲷 <i>Eyynn timer cardinalis</i>	0.33	2.825	13.50	0.87	3.09
大眼鲷科 Priacanthidae	0.132	3.72	12.80	0.94	3.00
金线鱼科 Nemipteridae	0.146	2.65	14.30	0.94	3.14
石首鱼科 Sciaenidae	0.16	3.55	12.25	0.85	3.01
篮子鱼属 Siganidae	0.076	3.24	11.35	0.83	3.04
蛇鲻属 Sauridae	0.12	1.78	7.11	0.93	3.52
带鱼 Trichiuridae	0.031	0.80	6.83	0.96	3.57
笛鲷科 Lutjanidae	0.041	0.64	4.63	0.95	3.55
小型中上层鱼类 Small pelagic fish	1.37	2.88	11.00	0.85	2.86
大型中上层鱼类 Large pelagic fish	0.38	1.20	6.35	0.87	3.74
小型底层鱼类 Small demersal fish	1.53	3.00	10.47	0.85	2.89
大型底层鱼类 Small demersal fish	0.24	0.94	5.11	0.88	3.93
魟和鳐 Rays and Skates	0.016	0.50	6.35	0.00	3.68
鲨鱼 Sharks	0.05	0.40	6.83	0.07	3.95
海鸟 Sea birds	0.0024	0.06	76.28	0.00	3.85
海洋哺乳动物 Marine mammals	0.009	0.045	14.7682	0.00	3.99
碎屑 Detritus	200	—	—	0.27	1.00

—: 相应值不存在

系。南海北部大陆架生态系统可合并为 6 个整合营养级,其中营养级Ⅵ和Ⅴ的流量、生物量和生产量都很低,能流分布呈现典型的金字塔型,即低营养级的值大,越到顶级越小,基本符合能量金字塔规律(表 3)。

营养级Ⅰ主要由初级生产者(包括底栖生产者和浮游植物)和碎屑组成,是系统能量的主要来源。从被摄食量来看,营养级Ⅰ的被摄食量为 3092.504 t·km⁻²·a⁻¹,占系统总被摄食量的 93.03%,其中来源于初级生产者占 59.94%,而来自碎屑的占 40.06%。从营养流的分布来看,低营养级的能流在系统占较大比例。营养级Ⅰ和Ⅱ的能流量为 9714.236 t·km⁻²·a⁻¹和 3092.550 t·km⁻²·a⁻¹,分别占据整个系统总能流的 74.51%和 23.72%。相对而言,高营养级的能流比例较少,营养级Ⅳ和Ⅴ的能流仅为总能流的 0.17%和 0.01%,营养级Ⅳ以上的则几乎可以忽略不计。

营养级Ⅰ流向碎屑总量为 3393.045 t·km⁻²·a⁻¹,占了系统总流量的 76.27%,其中来自碎屑的流量占 8.99%,来自初级生产者占 91.01%。营养级Ⅱ流向碎屑量为 998.723 t·km⁻²·a⁻¹,占流向碎屑总量的 22.45%,系统对营养级Ⅱ的利用较为充分,而对营养级Ⅳ及以上已被充分利用。可见,南海北部海洋生态系统的能流系统的贡献主要来自于初级生产者,能量主要在Ⅰ→Ⅳ营养级之间流动。

表 3 南海北部生态系统总能流的分布

Table 3 Distribution of total flows at aggregated trophic levels in the NSCS ecosystem

营养级 Trophic level	被摄食量/ ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$) Consumption by predation	输出量/ ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$) Export	流向碎屑量/ ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$) Flow to detritus	呼吸量/ ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$) Respiration	总流量/ ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$) Throughput
VI	0.012	0.013	0.044	0.099	0.162
V	0.162	0.167	0.483	1.139	1.919
IV	1.919	1.401	5.284	14.027	22.530
III	22.530	5.298	51.067	127.094	206.020
II	207.058	2.429	998.723	1885.231	3092.550
I	3092.504	3227.684	3393.045	0	9714.236
合计 Total	3324.185	3236.992	4448.650	2027.590	13037.417

2.2 南海北部生态系统的能流通道

图 2 为南海北部海洋生态系统的能量流动简图。从中可以看出,南海北部海洋生态系统的能量流动途径主要包括两条:一是牧食食物链,浮游植物→浮游动物→小型鱼类→渔业和食用鱼类;另一条是碎屑食物链,再循环有机物→碎屑→浮游动物→小型鱼虾类→渔业。浮游动物在南海北部生态系统的能量流动扮演了主要的角色。南海北部的浮游动物主要由桡足类、介形类、多毛类和毛颚类,这些种类不仅是浮游植物的摄食者,同时也是二长棘犁齿鲷(*Euvynnus cardinalis*)、蓝圆鲹(*Decapterus maruadsi*)、鲷类(*Leiognathidae*)等小型鱼类以及大型鱼类的幼鱼的主要饵料,在很大程度上决定了这些鱼种的补充量。

2.3 营养级间的能量流动效率

南海北部海洋生态系统各营养级间的能量流动见表 4。可以看出,系统的营养级 I 的利用效率较低,初级生产者 I 到第营养级 II 的流动效率为 5.8%,略低于来自碎屑转化效率的 8.2%。能流效率最高发生在营养 II 和 III 之间,平均转化效率分别为 13.5% 和 14.7%,之后不断降低,营养级 V 以上则降到 6% 以下。总体转化效率中,来自于碎屑和初级生产者的效率分别为 12.6% 和 10.4%,总体的能量转换效率为 11.5%。

能量流动中,直接来源于碎屑的占总能流的 41%,而直接来源于初级生产者的为 59% (表 4),表明系统的能流通道以牧食食物链为主导。

表 4 南海北部生态系统各营养级的转换效率

Table 4 Transfer efficiency of discrete trophic levels in the NSCS ecosystem

来源 Source	营养级 Trophic level					
	I	II	III	IV	V	VI
生产者 Producer	—	5.8	13.8	13.9	10.8	3.1
碎屑 Detritus	—	8.2	13.2	15.8	10.1	2.4
总能流 All flows	—	6.7	13.5	14.7	10.5	2.7
碎屑所占能流比 Proportion of total flow originating from detritus: 0.41						
转化效率 Transfer efficiencies						
初级生产者转化效率 From primary producers: 10.4%						
碎屑转化效率 From detritus: 12.6%						
总转化效率 Total: 11.5%						

2.4 南海北部生态系统功能群间的关系

图 3 南海北部生态系统各功能群间的混合营养关系 (Mixed trophic impact, MTI), 图中直线上方为正, 下方为负。正值表明该功能群生物的增加对相对应功能群的生物量增加具有促进作用, 而负值表明该组生物量的增加对相应组的生物量增加有抑制作用。从图 3 可看出, 浮游植物、底栖生产者和有机碎屑作为被捕食者 (或饵料生物), 对大部分功能群有积极效应。次级消费者 (如浮游动物、底栖动物) 在能量的有效传递上起着

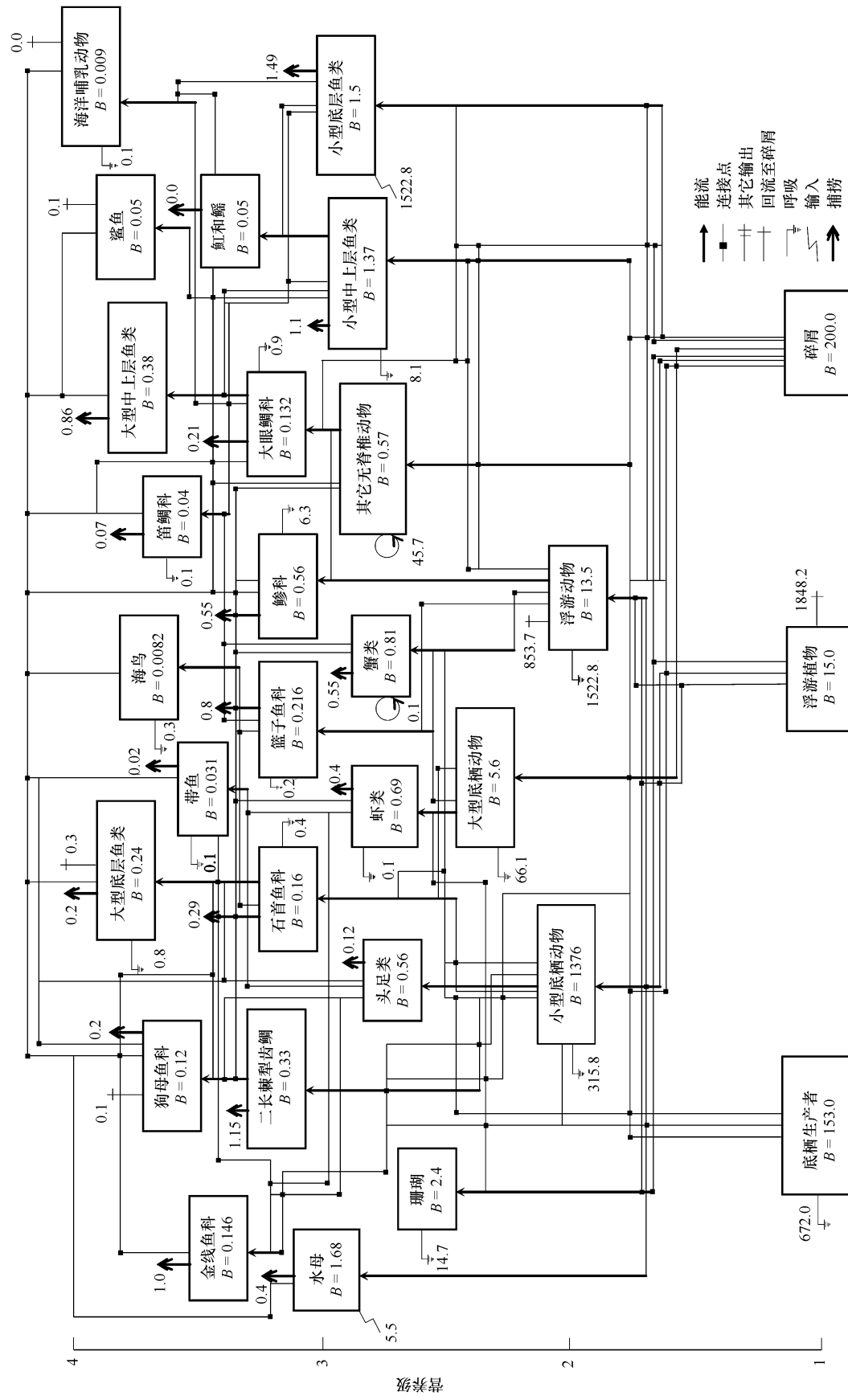


图 2 南海北部海洋生态系统模型的能量通道示意图
Fig.2 Energy flow diagram in the NCS ecosystem Ecopath model

关键作用,同时也受到初级生产者和上层捕食者的双重作用,它们对系统的影响比较强烈。水母和虾类之间存在强烈的负作用,原因在于它们都捕食小型浮游动物,因此存在激烈的食物来源竞争的关系。小型底层鱼类对虾、蟹类有一定的负效应,这可能是对食物源——底栖动物的竞争所致。

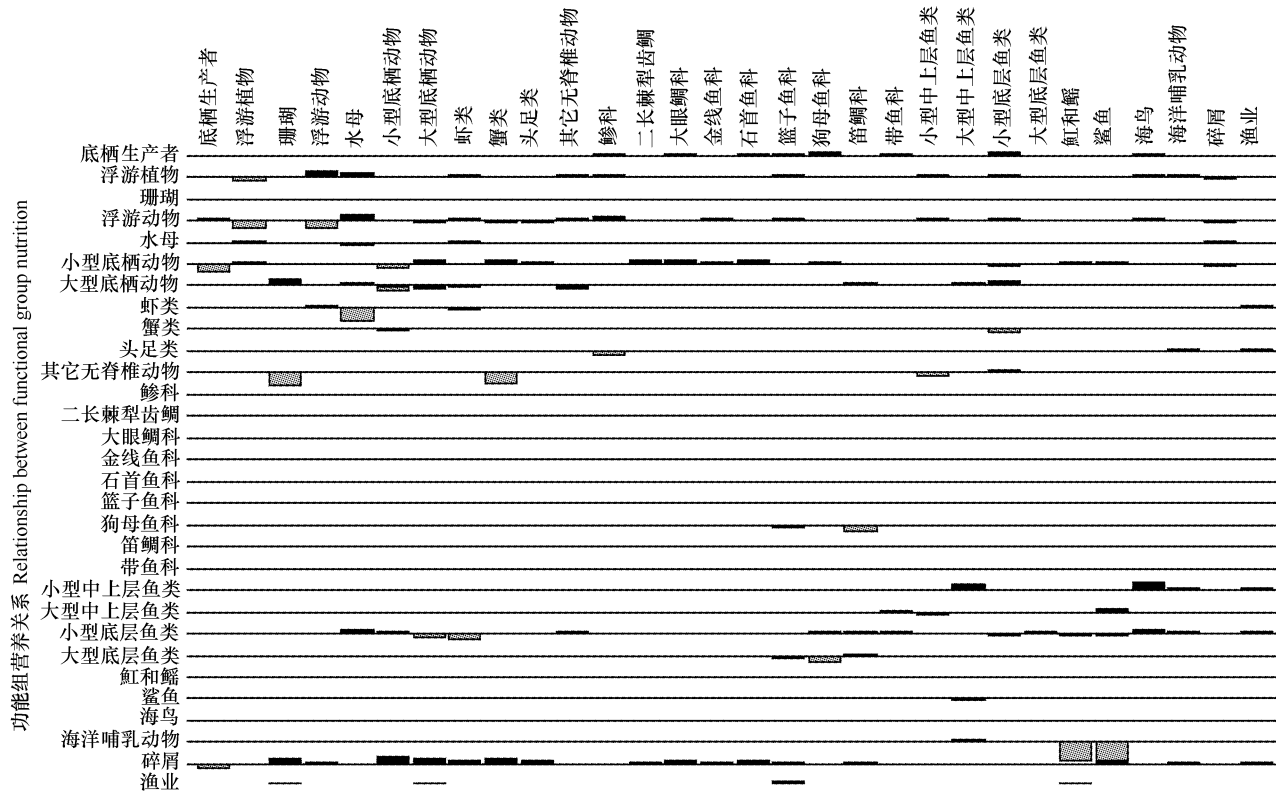


图3 南海北部海洋生态系统营养混合关系图

Fig. 3 Mixed trophic impact in the NSCS ecosystem

底栖生产者 Benthic producers;浮游植物 Phytoplankton;珊瑚 Coral;浮游动物 Zooplankton;水母 Jellyfish;小型底栖动物 Micro-zoobenthos;大型底栖动物 Macro-zoobenthos;虾类 Shrimp;蟹类 Crab;头足类 Cephalopod;其它无脊椎动物 Other invertebrates;鳗科 Carangidae;二长棘型齿鲷 *Evynnis cardinals*;大眼鲷科 Priacanthidae;金线鱼科 Nemipteridae;石首鱼科 Sciaenidae;篮子鱼属 Siganidae;狗母鱼科 Sauridae;笛鲷科 Lutjanidae;带鱼 Trichiuridae;小型中上层鱼类 Small pelagic fish;大型中上层鱼类 Large pelagic fish;小型底层鱼类 Small demersal fish;大型底层鱼类 Large demersal fish;鳐和鲛 Rays and Skates;鲨鱼 Sharks;海鸟 Sea birds;海洋哺乳动物 Marine mammals;碎屑 Detritus;渔业 Fishery

顶级捕食者之间有明显的负效应,尤其是哺乳动物对鲨鱼类和海鸟有较强的负效应;然而,顶级捕食者对大部分鱼虾类的负效应不明显,其中鲨鱼对小型底层鱼类甚至还存在明显正效应。这是因为虽然鲨鱼几乎可以捕食各种鱼虾类,但是其对带鱼科、鳗科鱼类的捕食可以为其它底层鱼类减轻捕食压力,其正效应大于负效应。

2.5 南海北部海洋生态系统的总体特征

Ecopath 模型中有许多指标可以表示系统的规模、稳定性和成熟度等系统特征,南海北部生态系统的总体特征参数见表5。系统总流量是表征系统规模的指标,它是总消耗、总输出、总呼吸以及流入碎屑的总和。南海北部生态系统的总流量为 $13037.00 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,其中,25.5%为系统总消耗量($3324.185 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$),24.8%总输出($3236.992 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$),15.6%为总呼吸量($2027.590 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$),34.1%为流向碎屑总量($4448.650 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)。

系统的总生物量(未计算碎屑在内)为 $212.761 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$,分别占系统总初级生产量和系统总流量的4.0%和1.6%。系统初级生产力/呼吸量的比值(Total primary production/total respiration, TPP/TR)是表征系统成熟度的关键指标,目前南海北部 TPP/TR 比值为2.596。

表 5 南海北部生态系统总体统计学参数
Table 5 Summary statistics of the net flow in the NSCS ecosystem

统计学参数 System statistics	数值 Value
总消耗量 Sum of all consumption (SC) / ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$)	3324.185
总输出量 Sum of all exports (SEX) / ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$)	3236.992
总呼吸量 Sum of all respiratory flows (TR) / ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$)	2027.590
流向碎屑总量 Sum of all flows into detritus ($TDET$) / ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$)	4448.650
系统总流量 Total system throughput (T) / ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$)	13037.000
系统总生产量 Sum of all production (TP) / ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$)	5895.000
总净初级生产量 Calculated total net primary production (NPP) / ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$)	5264.580
总初级生产量/总呼吸量 Total primary production/total respiration (TPP/TR)	2.596
系统净生产量 Net system production (NSP) / ($t \cdot km^{-2} \cdot a^{-1}$)	3236.990
总生物量 Total biomass (excluding detritus, TB) / ($t \cdot km^{-2}$)	212.761
总生物量/总初级生产量 Total biomass/total primary production (TB/TPP)	0.040
总生物量/总流量 Total biomass/total throughput (TB/T)	0.016
渔获物平均营养级 Mean trophic level of the catch (TL)	2.93
系统连接指数 Connectance Index (CI)	0.290
系统杂合指数 System Omnivory, Index (SOI)	0.239
Finn's 循环指数 Finn's Cycling Index (FCI)	4.380
Finn's 平均路径长度 Finn's mean path length (MPL)	2.476

3 讨论

食物联系是生态系统结构和功能的基本表达形式,能量通过食物链-食物网转化为各营养层次生物生产力,形成生态系统生物资源产量,并对生态系统的服务和产出及其动态产生影响^[19-20]。在南海北部生态系统的食物网结构中,碎屑和初级生产者支持了不同水平的次级消费者,进而作为饵料转化为高营养级(主要为鱼类)的生产力(图 2)。海洋哺乳动物占据了最高的营养级位置,为 3.99;其次是鲨鱼类和大型底层鱼类,分别为 3.95 和 3.93。主要经济鱼类的营养级范围为 2.99—3.57,是系统输出量的主要来源。从表 3 也可看出,营养级 III 和 II 输出量占系统的总数量的 84.2%,其中以营养级 III 为主(55.6%),组成这一营养级的主要种类也是南海北部的传统捕捞对象,如二长棘犁齿鲷(*Evynnis cardinalis*),鲹科、大眼鲷科、石首鱼科及篮子鱼属等,因而系统的平均渔获物营养级为 2.93。这与全球的渔获物营养级变化比较吻合,而高于东中国海的 2.74^[21]。Pauly 认为全球渔获物营养级在捕捞的影响下呈逐年下降的趋势,从 20 世纪 50 年代的 3.3 下降到 1994 年的 3.1,平均每 10a 大约下降 0.05^[22]。从当前南海北部渔获物结构来看,主要渔获对象已从 60 年代的红笛鲷(*Lutjanus sanguineus*)、灰裸顶鲷(*Gymnocranius griseus*)、点石鲈(*Pomadasyss kaakan*)等转向二长棘犁齿鲷、竹荚鱼(*Trachurus japonicus*)、蓝圆鲹(*Decapterus maruadsi*)、金线鱼(*Nemipterus virgatus*)、多齿蛇鲻(*Saurida tumbil*)^[6]。此外,无脊椎动物,如头足类等生物量有明显的上升。这说明经过几十年的高强度捕捞,渔业资源的种类更替十分明显,南海北部的渔业对象已从传统的肉食性鱼类转向以浮游生物为食性的小型鱼类及无脊椎动物。南海北部的食物网结构及营养级的这种变化和东中国海^[21]及渤海生态系统^[23]的变化基本一致。

南海北部的总体能流转化效率为 11.5%,略高于 Lindeman 估算的沿岸生态系统 10% 的平均转化效率^[24],其中来自碎屑转化效率为 12.6%,明显高于来自初级生产者的 10.4%。在总体能流途径中,碎屑的仅占总能流的 41%,其余的 59% 则通过牧食食物链流动。然而,值得注意的是,在系统回流至碎屑的总量中,来自碎屑能流通道的比例仅为 8.99%,而来自初级生产者通道的高达 91.01%。可见,仍有相当部分的初级生产者并未得到充分利用,而是回流至系统的碎屑库中储存,这样也极大地影响了系统能量流动的效率。

Ecopath 模型估算的 *EE* 是表征系统受到捕食压力的重要指标,当 *EE* > 0.8 时代表系统受到较高的捕食压力。目前,南海北部 Ecopath 模型中,渔业功能群的 *EE* 值范围为 0.83—0.96(表 2),表明大部分渔业功能

群受到较高的捕捞压力。*MTI* 分析表明南海北部是一个受捕捞强烈影响的海洋生态系统。从各个营养级间的混合营养关系来看,系统中高营养级功能群对系统其它功能群的影响较小,而渔业则对大部分渔业功能群显示了明显负效应,其程度大大超过顶级捕食者。大型鱼类和顶级捕食者(哺乳动物和鲨鱼)之间的相互影响极小,这可能与目前生态系统内顶级猎食者缺乏有关,它们之间对食物的竞争因而并不显著。

系统连接指数(Connectance Index, *CI*)和系统杂食指数(System Omnivory Index, *SOI*)都是反映系统内部联系复杂程度指标。在成熟的系统,系统各功能群之间(食物网络)趋向复杂,*CI* 和 *SOI* 指数值接近于 1^[25]。目前南海北部生态系统的 *CI* 和 *SOI* 分别为 0.290 和 0.239,表明南海北部生态系统食物网的复杂性较低,系统的营养关系较为简单。Finn's 循环指数(Finn's cycling index, *FCI*)指的是系统中循环流量与总流量的比值,而 Finn's 平均路径长度(Finn's mean path length, *MPL*)指的是每个循环流经食物链的平均长度。成熟系统的特征之一就是物质再循环的比例较高,且营养流所经过的食物链较长^[26]。南海北部生态系统的 *FCI* 和 *MPL* 指数分别为 4.380 和 2.476,远远低于 Kuosheng Bay (30、4.4)^[27], Chesapeake Bay (30、3.6)^[28], Baltic Sea (23、3.3)^[28] 等其它沿岸生态系统。

初级生产力与总呼吸量(*TPP/TR*)的比值是表征系统成熟度的最重要指标,该比值越接近 1,表明系统没有多余能量向外输出,说明系统的状态较为稳定,忍受系统外来干扰的能力较强^[29]。Christensen 归纳了利用 Ecopath 模型评估的全球 41 个水域生态系统的 *TPP/TR*,该比值范围为 0.8—3.2^[30]。本文利用 Ecopath 模型估算的当前南海北部的 *TPP/TR* 指数为 2.596,表示南海北部系统目前处于不稳定“退化状态”,系统的稳定性较差,易受到外来胁迫的扰动。这和目前南海北部海洋生态系统的基本特征比较吻合:系统以生命周期短、繁殖力强、个体小和竞争力差的种类占优势,即 *r* 型物种占绝对优势。营养级 1 利用很低,大量初级生产未进入高层次营养流动。系统中饵料竞争相对激烈,大型鱼类和顶级捕食者对系统其它功能组的影响不明显,事实表明低值鱼类的竞争能力超过重要的经济鱼类。系统过高的 *TPP/TR* 8.68、系统净生产力(*NPP*),较低的 *SOI*(0.290)和 *CI*(0.239)以及渔获营养级 2.93 等,都充分表明南海北部海洋生态是一个典型受过度捕捞胁迫的近海生态系统。这种生态系统具有以下缺陷。首先,系统的‘退化状态’决定其抵抗外界的干扰能力较弱,系统状态年内、年际变化较大。这样就容易导致其生态环境和渔业产量动荡不定。其次,营养级 1 的利用率低,造成营养流动‘障碍’,容易形成浮游藻类爆发而导致海水富营养化。未利用的碎屑最后矿化沉积,造成海床抬高,使底泥中有机物增多,不断分解释放营养盐,成为其内源性污染的主要来源。第三,过度捕捞使得大型捕食者缺乏,使得系统的捕食压力降低,结果导致小型鱼类和无脊椎动物等种类容易在系统内占据优势地位,渔业资源呈现明显小型化、低值化趋势。

References:

- [1] Qiu Y S, Zeng X G, Chen T, Wang Y Z, Yuan W W. Fishery resources in South China Sea and fishery management. Beijing: Ocean Press, 2008: 198.
- [2] Fishery Command Post of the South China Sea, Ministry of Agriculture. The fishery stock survey and distribution in South China Sea. Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press, 1989: 149.
- [3] Chen Z Z, Qiu Y S. Stock variation of *Parargyrops edata* Tanaka in Beibu Gulf. South China Fisheries Science, 2005, 1(3): 26-31.
- [4] Yuan W W. Dynamics and succession of demersal fisheries resources in Beibu Gulf. Journal of Fishery Science of China, 1995, 2(2): 57-650.
- [5] Huang Z R. Species composition and resources density of Cephalopods in the continental shelf of northern. South China Fisheries Science, 2008, 4(5): 1-7.
- [6] Wang Y Z, Yuan W W. Changes of demersal trawl fishery resources in northern South China Sea as revealed by demersal trawling. South China Fisheries Science, 2008, 4(2): 26-33.
- [7] Christensen V, Pauly D. Fish production, catches and the carrying capacity of the world oceans. Naga, 1995, 18: 34-40.
- [8] Government Technical Supervision Office. GB 17378—1998, Marine Survey Standard. Beijing: Standard Press, 1998.
- [9] Government Technical Supervision Office. GB12763. 6—91. Marine Survey Standard. Beijing: Standard Press, 1991.
- [10] Christensen V, Pauly D. Ecopath II — a software for balancing steady state ecosystem models and calculating network characteristics. Ecological

- Modelling, 1992, 61: 169-185.
- [11] Polovina J J. ECOPATH: a user's manual and program listings. NOAA National Marine Fisheries Service Southwest Fisheries Center Honolulu Laboratory, Honolulu Administration Report, H-83-23, 1983: 46.
- [12] Gulland J A ed. The fish resources of the ocean. FAO Fisheries Technical Paper, 1971, (97): 425.
- [13] Pauly D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stock. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 1980, 32(2): 175-192.
- [14] Palomares M L, Pauly D. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. Marine and Freshwater Research, 1998, 49(5): 447-192.
- [15] Pauly D, Christensen V. Stratified models of large marine ecosystems: a general approach and an application to the South China Sea//Large marine ecosystems: stress, mitigation and sustainability. Washington, DC: AAAS Press, 1993: 148-174.
- [16] Froese R, Pauly D. Fish Base. 2006. www.fishbase.org.
- [17] Pauly D, Soriano-Bartz M, Palomares M L. Improved Construction, Parameterization and Interpretation of Steady-State Ecosystem Models. Manila: ICLARM Conference Proceedings, 1993, 26: 1-13.
- [18] Pitcher T J, Buchary E, Asumaila U R. Spatial simulations of Hong Kong's marine ecosystem: Ecological and economic forecasting of marine protected areas with human-made reefs. Fisheries Centre Research Reports, 2000, 10(3): 154-158.
- [19] Tang Q S. Strategies of research on marine food web and trophic dynamics between high levels. Marine Fisheries Research, 1999, 20(2): 1-6.
- [20] Christensen V, Walters C J, Pauly D. Ecopath with Ecosim: A User's Guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada, 2005: 154.
- [21] Jiang H, Cheng H Q, Xu H G, Francisco A, Manuel J, Pablo Del Monte, William J. Trophic controls of jellyfish blooms and links with fisheries in the East China Sea. Ecological Modelling, 2008, 212: 492-503.
- [22] Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froses R, Francisco T J. Fishing down marine food webs. Science, 1998, 279(5352): 860-863.
- [23] Tong L, Tang Q S, Pauly D. A preliminary approach on mass-balance Ecopath model of the Bohai Sea. Chinese Journal of Applied Ecology, 2000, 11(3): 435-440.
- [24] Lindeman R L. The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology, 1942, 23: 399-418.
- [25] Christensen V. Ecosystem maturity-towards quantification. Ecological Modelling, 1995, 77: 3-22.
- [26] Finn J T. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. Journal of Theoretical Biology, 1976, 56(2): 363-380.
- [27] Lin H J, Shao K T, Hwang J S, Lo W T, Cheng I J, Lee L H. A trophic model for Kuosheng Bay in northern Taiwan. Journal of Marine Science and Technology, 2004, 12(5): 424-432.
- [28] Wulff F, Ulanowicz R E. A comparative anatomy of the Baltic Sea and Chesapeake Bay ecosystem//Wulff F, Field J G, Mann K H eds. Network Analysis in Marine Ecology: Methods and Applications. New York: Springer-Verlag, 1989: 232-256.
- [29] Odum E P. The strategy of ecosystem development. Science, 1969, 104: 262-270.
- [30] Christensen V, Pauly D. Trophic models of aquatic ecosystems // ICLARM Conference Proceedings. Manila: International Center for Living Resources Management, 1993, 26: 142-147.

参考文献:

- [1] 邱永松, 曾晓光, 陈涛, 王跃中, 袁蔚文. 南海渔业资源与渔业管理. 北京: 海洋出版社, 2008: 198.
- [2] 农牧渔业部南海区渔业指挥部. 南海区渔业资源调查和区划. 广州: 广东科学技术出版社, 1989: 149.
- [3] 陈作志, 邱永松. 北部湾二长棘鲷的资源变动. 南方水产, 2005, 1(3): 26-31.
- [4] 袁蔚文. 北部湾底层渔业资源数量变动和种类更替. 中国水产科学, 1995, 2(2): 57-65.
- [5] 黄梓荣. 南海北部陆架区头足类的种类组成和资源密度分布. 南方水产, 2008, 4(5): 1-7.
- [6] 王跃中, 袁蔚文. 南海北部底拖网渔业资源的数量变动. 南方水产, 2008, 4(2): 26-33.
- [8] 国家技术监督局. GB 17378—1998, 海洋监测规范. 北京: 标准出版社, 1998.
- [9] 国家技术监督局. GB 12763. 6—91, 海洋调查规范. 北京: 标准出版社, 1991.
- [19] 唐启升. 海洋食物网与高营养层次营养动力学研究策略. 海洋水产研究, 1999, 20(2): 1-6.